DER NEOTROPISCHE ARTENREICHTUM ALS BIOGEOGRAPHISCHES PROBLEM

von

PAUL MÜLLER

Geographisches Institut der Universität des Saarlandes, Saarbrücken, Deutschland

Mit 9 Abbildungen

Diese Publikation ist Herrn Prof. Dr. L. D. Brongersma gewidmet.

Obwohl sich zahlreiche Wissenschaftler mit der Tier- und Pflanzenwelt des süd- und zentralamerikanischen Raumes beschäftigten, sind wir noch weit von einem Verständnis seiner Biogeographie entfernt. Die Ursache hierfür liegt nur zum Teil darin, daß „die in der gemäßigten Zone lebenden und arbeitenden Populationsbiologen Studien in tropischen Gegenden kostspielig und schwierig finden" (MacArthur & Connell, 1970). Der tiefere Grund ist der ungeheure Pflanzen- und Tierreichtum einzelner Lebensräume dieses Kontinents. "The most important single characteristic of the Tropical Rain Forest is its astonishing wealth of species." (Richards, 1957).

Obwohl die systematische Erfassung der neotropischen Tierwelt keineswegs als abgeschlossen gelten kann, sind bereits jetzt die Artenzahlangaben einzelner Vertebratengruppen überwältigend. Nicht weniger als 694 neotropischen Schlangen- und 635 neotropischen Eidechsen-Arten (nach Peters & Orejas-Miranda, 1970) stehen allein 2906 in Südamerika vorkommende Vogel- (Meyer de Schauensee, 1966) und 1383 brasilianische Fischarten (Lowe-McConnell, 1969) gegenüber. Vergleicht man diese Zahlen mit denen der anderen Südkontinente (Australien besitzt z.B. 464 Vogelarten; nach Kikawa & Pearse, 1969) oder mit Europa (452 Vogelarten nach Peterson, Mountford & Hollom, 1954), dann wird die Sonderstellung des neotropischen Faunenreichs offensichtlich.

Eine der faszinierendsten evolutionsgenetischen Fragen ist jene nach der Genese dieses Artenreichtums. Wie ist es zu erklären, daß gerade in der Neotropis so viele Arten vorkommen? In neuerer Zeit wurden die sich hinter dieser Frage verbergenden Probleme von zahlreichen Ökologen und Evolutionsforschern diskutiert (Brieger, 1969; Dobshansky, 1959; Fedorov, 1966; Hutchinson, 1965; MacArthur, 1969; Mayr, 1969; Moynihan, 1962; Ri-

chards, 1969; Van Steenis, 1969, u.a.), wobei besonders die Frage des Artenreichtums in den tropischen Regenwäldern im Vordergrund stand.

Es liegt nahe, eine Begründung dafür in den ökologischen Bedingungen zu suchen. Die Heterogenität der Umwelt (tropischer Regenwald) schafft die Bühne, auf der möglichst viele Arten nebeneinander koexistieren können. Rombie (1946), MacArthur & Wilson (1967) und Wilson & Simberloff (1969) haben im Experiment und durch vergleichende Populationsuntersuchungen die Richtigkeit dieser Annahme bestätigt. Aber ein Faktor allein erklärt noch nicht das gesamte Phänomen. "No one explanation can account for this diversity in all cases." (Lowe-McConnell, 1969). Für Mayr (1969) hat der Artenreichtum in den tropischen Biomen eine ökologische und eine genetische Erklärung: "According to the genetic one, certain processes are active in the tropics (e.g. increased mutation rates or a speeding up of the number of generations) which accelerate the process of the multiplication of species."

Interpretationsschwierigkeiten bereitet die Tatsache, daß zahlreiche tropische Waldgattungen sehr alt sind und "several going back to at least the Upper Cretaceous" (Van Steenis, 1969). Die Tatsache, daß im amazonischen Regenwald „altertümliche" Biota (u.a. Cycadeen, Onychophoren) auftreten, kann allerdings nicht als Beweis für die Auffassung angesehen werden, daß die gegenwärtige Verbreitung dieses fast 5 Millionen Quadratkilometer bedeckenden Waldes auch ein entsprechend hohes Alter besitzt. Der heutige Amazonaswald fehlte im Tertiär mit Sicherheit an vielen seiner gegenwärtigen Standorte. Die Phylogenie der Taxa läßt sich nicht losgelöst von der Genese der Landschaften und Länder betrachten, in denen sie ablief. Beide erhellen sich wechselseitig. Geographische Verbreitung und Evolution waren für Darwin & Wallace (1958) kohärente Begriffe. Bei Vertebraten liegt in der Mehrzahl der Fälle allopatrische Speziation vor. Für Invertebratengruppen wurden auch sympatrische Speziationsmodelle in neuerer Zeit entwickelt und begründet (u.a. Priesner, 1970).

Mayr (1969) bekennt "there is no evidence that speciation in the tropics differs in principal from that in the temperate zone." Diese Auffassung stellt die Grundlage zu einem Versuch dar, den Artenreichtum in den tropischen Regenwäldern von der historischen Biogeographie her, deren Methoden in der Alten Welt in vielen Fällen die Evolution der Taxa verständlicher machte, stärker zu begreifen.

Historische Entwicklung, rezente Ökologie und Dynamik eines Areals lassen sich eng miteinander verknüpfen. Das von De Lattin (1957) für die Holarktis entwickelte Ausbreitungszentrenkonzept ist ein Beleg hierfür. Die Lage der holarktischen Ausbreitungszentren wurde durch neuere Arbeiten

bestätigt, doch hat sich auch gezeigt, daß ihre ökologischen Bedingungen in den einzelnen Kaltphasen des Pleistozän nicht identisch waren. So unterschied sich das Adriatomediterrane Ausbreitungszentrum im Würmglazial, berücksichtigt man nur den Verlauf der eustatischen Meeresspiegelschwankungen, das Ausmaß der würmglazialen Vergletscherungen (Messerli, 1967), die fossil- und pollenanalytischen Befunde (Ambrosetti, 1967; Azzoroli & Ambrosetti, 1970; Azzoroli & Berzi, 1970; Lona, 1957) und die Orogenese des Apennin (Abb. 1), ökologisch wesentlich von den vorausgegangenen Glazialzeiten. Die Kenntnis der pleistozänen Genese dieses Raumes ist Voraussetzung für die richtige Interpretation der Phylogenie mediterraner Reptilien und Amphibien (Schneider, 1972). Umgekehrt wirft eine lückenlose phylogenetische Rekonstruktion eines Taxons im Sinne von Hennig (1957) entscheidendes Licht auf die Kenntnis der Genese einer Landschaft.

Die Auswirkungen des Pleistozän hatten in Afrika arealdynamische Umlagerungen von weitreichender evolutiver Bedeutung zur Folge (Moreau, 1966, 1969; Eisentraut, 1968, 1970). Ähnliches gilt für die übrigen Südkontinente. Gentilli (1949) und Keast (1959, 1961, 1968) kamen zu analogen Schlußfolgerungen für die Evolution australischer Taxa. Keast (1961) zeigte, daß sich die Speziation zahlreicher australischer Vogelarten auf peripher gelegene Refugien (= Ausbreitungszentren) zurückverfolgen läßt (Abb. 2), die auch für die notogäische Herpeto- und Invertebratenfauna von entscheidender Bedeutung waren (Kluge, 1967; Littlejohn, 1961; Mackerras, 1962; Main, 1968, u.a.).

Lee (1967) zeigte, daß die Evolution des australischen Leptodactylidengenus *Heleioporus* (6 Arten) auf multiple Wanderung und Isolation in den west- und ostaustralischen Zentren beruhen muß und schloß auf pluvialzeitliche Wanderwege zwischen den rezent isolierten Zentren. Die bisher vorliegenden Fossilbefunde (u.a. Lundelius, 1963) stützen diese Auffassung, doch ergeben sich noch Widersprüche bei der Altersdatierung.

Für die Neotropis forderten Vanzolini (1963, 1970), Haffer (1967b, 1969, 1970), Müller (1968, 1969, 1972) und Müller & Schmithüsen (1970) Klimaschwankungen und Vegetationsfluktuationen, um die Chorologie, die Differenzierung und den Artenreichtum neotropischer Taxa befriedigend erklären zu können. Sie vertraten die Auffassung, daß ein Großteil der Herpeto- und Avifauna Amazoniens ihre divergente Differenzierung Isolationsphasen in kleineren Waldgebieten während Campoexpansionen verdankt. "Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods" (Haffer, 1969: 131). „Eine starke Waldzersplitterung, die während des jüngeren Tertiärs und während der Interpluvialia bestanden haben muß und die den Isolationsgrad der Populationen ökologisch

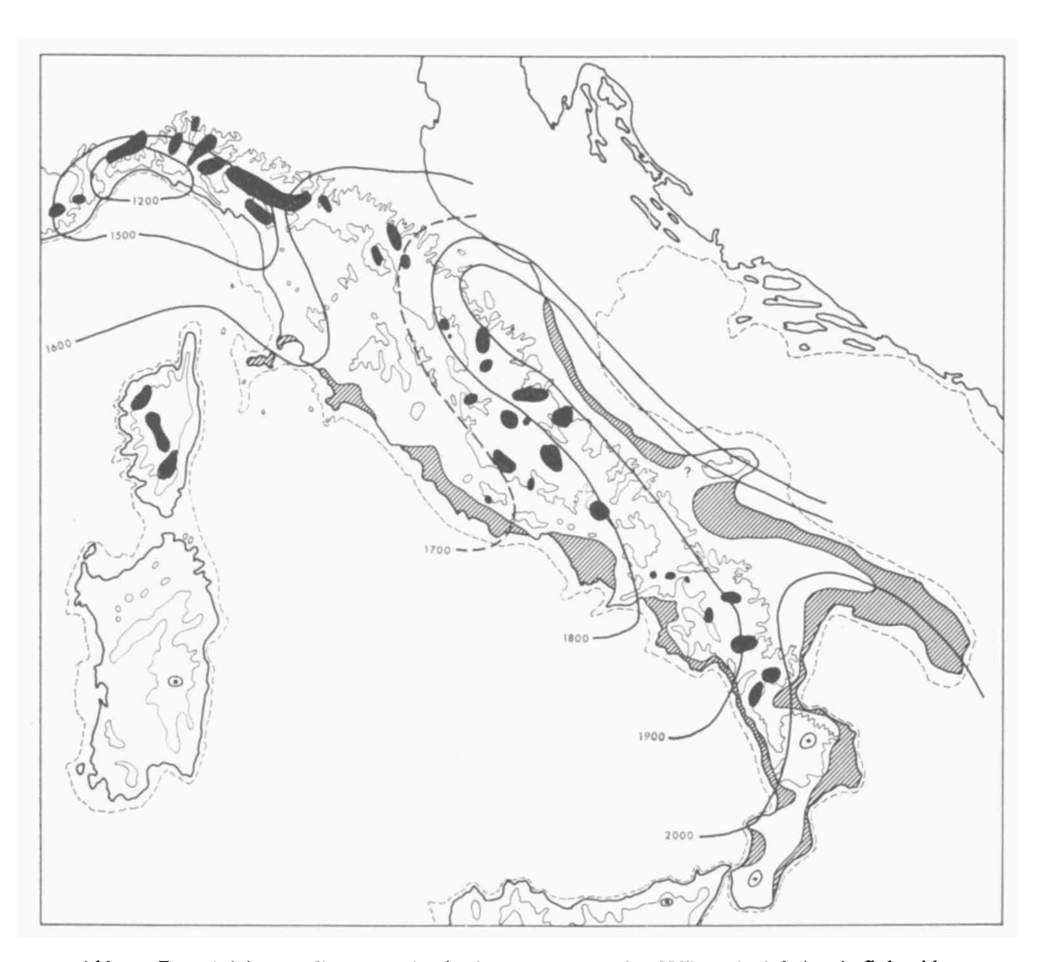


Abb. 1. Das Adriatomediterrane Ausbreitungszentrum im Würmglazial (nach Schneider, 1972). Der Apennin was bis nach Süditalien vergletschert (schwarz; nach Messerli, 1967). Die Schneerandlinien (—) waren basimontan verschoben. Wärmeliebende Elemente, wie etwa *Lacerta muralis, Lacerta sicula* oder *Vipera aspis*, lebten in kleineren Refugien in Küstennähe.

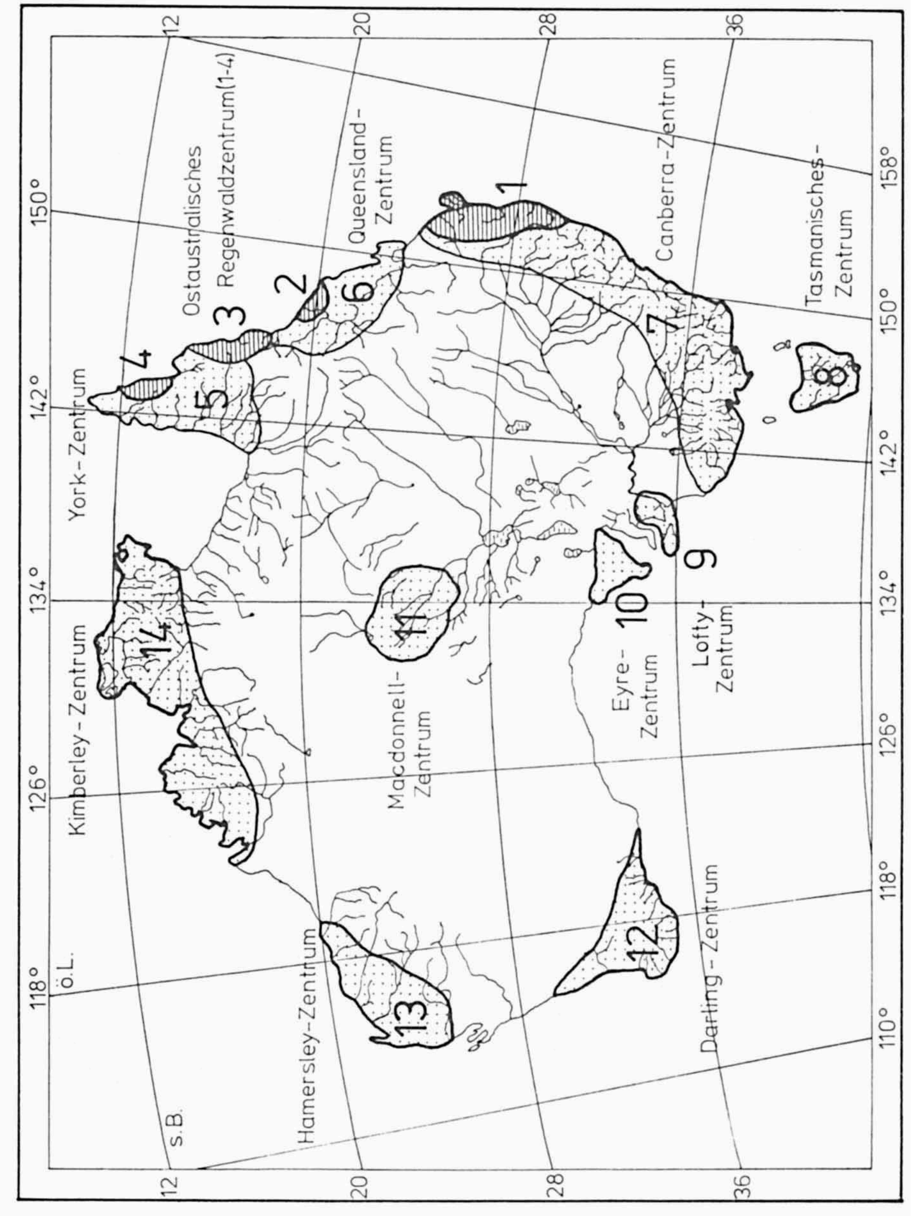


Abb. 2. Die „trockenzeitlichen" Refugien der australischen Landtierwelt (nach Keast, 1961).

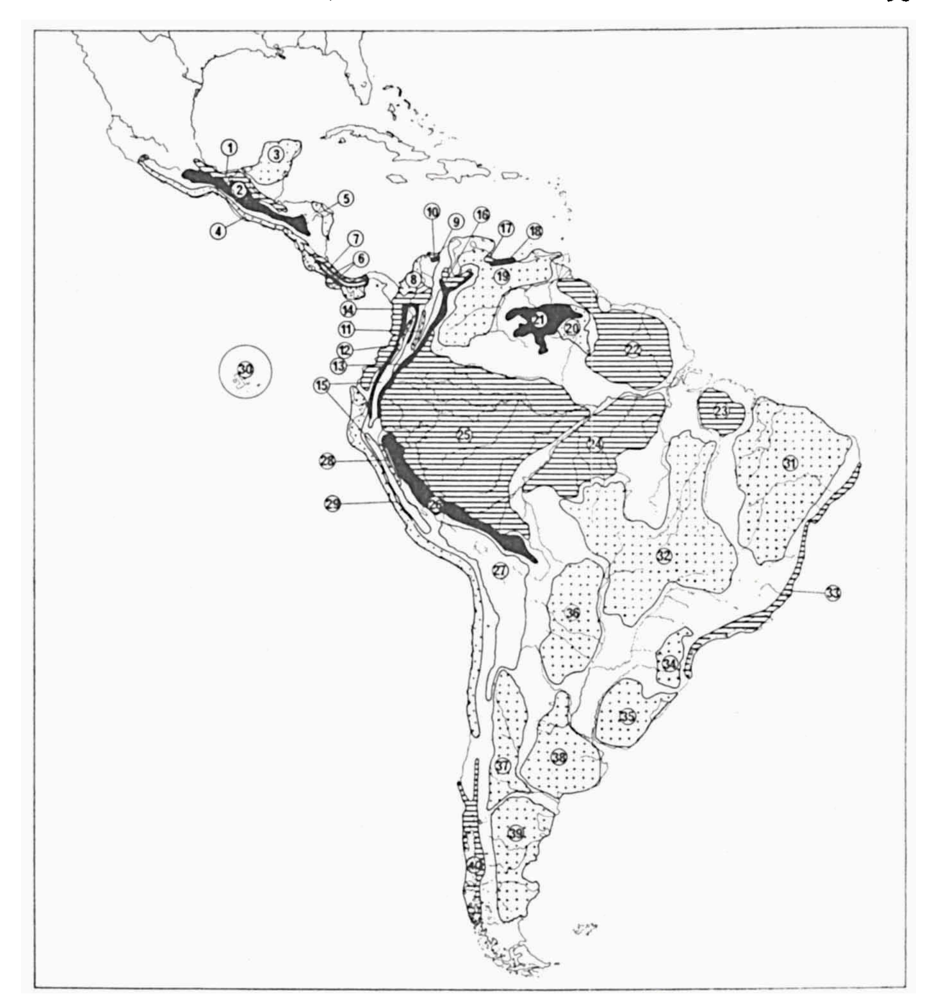


Abb. 3. Die Ausbreitungszentren terrestrischer Vertebraten in der Neotropis; schwarz = Montanwaldzentren, weiß = Oreale Zentren; querschraffiert = Arboreale Zentren; punktiert = Nonforest-Zentren. 1 = Zentralamerikanisches Regenwaldzentr.; 2 = Zentralamerikan. Montanwaldzentrum; 3 = Yucatan-Zentrum; 4 = Zentralamerik.-Pazifisches Zentrum; 5 = Coco-Zentrum; 6 = Costa-Rica-Zentrum; 7 = Talamanca-Paramo-Zentrum; 8 = Barranquilla-Zentrum; 9 = Santa-Marta-Zentrum; 10 = Sierra-Nevada-Zentrum; 11 = Magdalena-Zentrum; 12 = Cauca-Zentrum; 13 = Kolumbianisches Montanwaldzentrum; 14 = Kolumbianisch-Pazifisches Zentrum; 15 = Nordandines Zentrum; 16 = Catatumbo-Zentrum; 17 = Venezolanisches Küstenwald-Zentrum; 18 = Venezolanisches Montanwald-Zentrum; 19 = Karibisches Zentrum; 20 = Roraima-Zentrum; 21 = Pantepui-Zentrum; 22 = Guayana-Zentrum; 23 = Para-Zentrum; 24 = Madeira-Zentrum; 25 = Amazonas-Zentrum; 26 = Yungas-Zentrum; 27 = Puna-Zentrum; 28 = Marañon-Zentrum; 29 = Andinpazifisches Zentrum; 30 = Galapagos-Zentrum; 31 = Caatinga-Zentrum; 32 = Campo Cerrado-Zentrum; 33 = Serra-do-Mar-Zentrum; 34 = Parana-Zentrum; 35 = Uruguay-Zentrum; 36 = Chaco-Zentrum; 37 = Monte-Zentrum; 38 = Pampa-Zentrum; 39 = Patagonisches Zentrum; 40 = Nothofagus-Zentrum.

an den Regenwald angepaßter Arten außerordentlich erhöhte, ist zweifellos mit ein Grund für den Artenreichtum des neotropischen Regenwaldes." (Müller, 1968: 60).

In jüngster Zeit konnten nun auch die Ausbreitungszentren für die terrestrischen Vertebraten in der Neotropis (Abb. 3) analysiert werden (Müller, 1971, 1972).

Als Beispiel wollen wir das Serra-do-Mar- und das Nothofagus-Zentrum herausgreifen, die durch einen sehr großen Endemiten-aber unterschiedlichen Artenreichtum ausgezeichnet sind. Die innerhalb der 50-Meter-Isobathe der ostbrasilianischen Küste vorgelagerten Inseln weisen in den meisten Fällen (Ausnahme die Insel Florianopolis) eine reine Waldfauna auf. Die Inseln besitzen ein sehr unterschiedliches Isolationsalter (4000-11000 Jahre). Untersucht man den Endemitenreichtum des Zentrums, so stellt man fest, daß das Serra-do-Mar-Zentrum absolut gesehen die höchste Zahl monotypischer Vogel- und Amphibiengenera aufweist. Die nachfolgende Liste enthält nur die für eine zoogeographische Analyse der Regenwaldfauna wichtigen Familien. Es bedeuten darin: I = Zahl der Genera in Südamerika, II = Zahl der Arten in Südamerika, III = im Serra-do-Mar-Zentrum vorkommende Genera, IV = im Serra-do-Mar-Zentrum vorkommende Arten, V = endemische Genera des Serra-do-Mar-Zentrums, VI = endemische Arten des Serra-do-Mar Zentrums.

	I	II	III	IV	V	VI
Galbulidae	5	15	1	1	1	1
Ramphastidae	6	41	3	5	1	2
Thraupidae	47	179	19	39	4	19
Cotingidae	35	88	16	21	4	11
Pipridae	19	52	7	11	1	5
Tyrannidae	102	302	53	79	5	20
Furnariidae	55	211	15	23	5	17
Formicariidae	51	227	17	38	15	24
Rhinocryptidae	12	28	3	4	2	4
Psittacidae	25	112	11	26	1	9
Caprimulgidae	11	27	8	10	2	2
Trochilidae	90	242	21	33	6	13
Bucconidae	10	32	5	5	0	1
Capitonidae	3	12	0	0	0	0
Picidae	14	83	9	17	0	6
Falconidae	8	23	6	11	0	0
Cuculidae	7	23	7	10	0	0
Strigidae	11	28	9	13	0	3
Cracidae	9	40	4	5	0	2
Phasianidae	4	14	1	1	0	1
Columbidae	9	48	7	12	0	1
Tinamidae	9	46	3	7	0	2

Ardeidae	17	24	11	13	0	0
Accipitridae	25	59	20	31	0	2
Apodidae	7	22	5	7	0	2
Trogonidae	2	14	1	5	0	0
Momotidae	4	4	1	1	0	0
Parulidae	13	59	2	4	0	1
Coerebidae	9	37	5	7	0	1
Fringillidae	55	193	29	32	0	9
Motacillidae	1	7	1	4	0	1
Bombycillidae	1	1	0	0	0	0
Vireonidae	4	23	3	4	0	0
Icteridae	27	60	9	11	0	1
Mimidae	5	11	1	2	0	0
Turdidae	6	33	3	7	0	0
Sylvidae	3	8	2	2	0	1
Dendrocolaptidae	13	46	4	6	0	2
Conopophagidae	2	10	2	3	0	1
Troglodytidae	9	38	4	5	0	0

Endemische Vogelgenera des Serra-do-Mar-Zentrums (mit Ausnahme von *Mackenziaena, Merulaxis* und *Carpornis* monotypische Genera) sind:

1.	*Triclaria malachitacea*	(Psittacidae)
2.	*Macropsalis creagra*	(Caprimulgidae)
3.	*Eleothreptus anomalus*	(Caprimulgidae)
4.	*Ramphodon naevius*	(Trochilidae)
5.	*Melanotrochilus fuscus*	(Trochilidae)
6.	*Stephanoxis lalandi*	(Trochilidae)
7.	*Leucochloris albicollis*	(Trochilidae)
8.	*Aphantochroa cirrhochloris*	(Trochilidae)
9.	*Clytolaema rubricauda*	(Trochilidae)
10.	*Jacamaralcyon tridactyla*	(Galbulidae)
11.	*Baillonius bailloni*	(Ramphastidae)
12.	*Clibanornis dendrocolaptoides*	(Furnariidae)
13.	*Oreophylax moreirae*	(Furnariidae)
14.	*Anabazenops fuscus*	(Furnariidae)
15.	*Cichlocolaptes leucophrys*	(Furnariidae)
16.	*Heliobletus contaminatus*	(Furnariidae)
17.	*Hypoedaleus guttatus*	(Formicariidae)
18.	*Batara cinerea*	(Formicariidae)
19.	*Mackenziaena leachii* u. *M. severa*	(Formicariidae)
20.	*Biatas nigropectus*	(Formicariidae)
21.	*Rhopornis ardesiaca*	(Formicariidae)
22.	*Merulaxis ater* u. *M. stresemanni*	(Rhinocryptidae)
23.	*Psilorhamphus guttatus*	(Rhinocryptidae)
24.	*Phibalura flavirostris*	(Cotingidae)
25.	*Tijuca atra*	(Cotingidae)
26.	*Carpornis cucullatus* u. *C. melanocephalus*	(Cotingidae)
27.	*Calyptura cristata*	(Cotingidae)

28. *Ilicura militaris* (Pipridae)
29. *Yetapa risoria* (Tyrannidae)
30. *Muscipipra vetula* (Tyrannidae)
31. *Ceratotriccus furcatus* (Tyrannidae)
32. *Leptotriccus sylviolus* (Tyrannidae)
33. *Culicivora caudacuta* (Tyrannidae)
34. *Stephanophorus diadematus* (Thraupidae)
35. *Orthogonys chloricterus* (Thraupidae)
36. *Pyrrhocoma ruficeps* (Thraupidae)
37. *Orchesticus abeillei* (Thraupidae)

(In der Liste fehlen *Taoniscus nanus* und *Donacospiza albifrons*, die im Gebiet des Zentrums zwar vorkommen, aber dabei nicht an den Wald gebunden sind.)

Serra-do-Mar-Faunenelemente der Amphibienfamilien Pipidae und Leptodactylidae sind:

1. *Pipa carvalhoi*
2. *Basanitia bolbodactyla*
3. *Basanitia lactea* (Lynch (1968) ordnet *Basanitia* wieder zum Genus *Eleutherodactylus*).
4. *Ceratophrys appendiculata*
5. *Ceratophrys boiei*
6. *Ceratophrys cristiceps*
7. *Ceratophrys fryi*
8. *Ceratophrys renalis*
9. *Ceratophrys schirchi*
10. *Ceratophrys varia*
11. *Craspedoglossa sanctaecatharinae*
12. *Craspedoglossa stejnegeri*
13. *Crossodactylodes pintoi*
14. *Crossodactylus aeneus*
15. *Crossodactylus dispar*
16. *Crossodactylus gaudichaudii*
17. *Crossodactylus schmidti*
18. *Crossodactylus trachystoma*
19. *Cycloramphus asper*
20. *Cycloramphus diringshofeni*
21. *Cycloramphus eleutherodactylus*
22. *Cycloramphus fulginosus*
23. *Cycloramphus granulosus*
24. *Cycloramphus neglectus*
25. *Cycloramphus ohausi*
26. *Cycloramphus umbrinus*
27. *Eleutherodactylus argyreornatus*
28. *Eleutherodactylus hoehnei*
29. *Eleutherodactylus nasutus*
30. *Eleutherodactylus parvus*
31. *Eleutherodactylus pliciferus*
32. *Eleutherodactylus ramagii*
33. *Eleutherodactylus venancioi*
34. *Elosia aspersa*
35. *Elosia lateristrigata*
36. *Elosia mertensi*
37. *Elosia nasus*
38. *Elosia perplicata*
39. *Elosia pulchra* (oberhalb 1500 m nach Lutz, 1952)
40. *Euparkerella brasiliensis*
41. *Thoropa bolitoglossus*
42. *Thoropa lutzi*
43. *Thoropa miliaris*
44. *Thoropa petropolitanus*
45. *Thoropa verzus*
46. *Holoaden bradei*
47. *Holoaden luederwaldti*
48. *Leptodactylus gaigeae*
49. *Leptodactylus pumilio*
50. *Leptodactylus pustulatus*
51. *Leptodactylus troglodytes*
52. *Macrogenioglottus aliopioi*
53. *Megaelosia goeldii*
54. *Paratelmatobius lutzii*
55. *Paratelmatobius pictiventris*
56. *Phrynanodus nanus* (von Lynch (1968) zum Genus *Eleutherodactylus* gestellt)
57. *Physalaemus maculiventris*
58. *Physalaemus moreirae*
59. *Physalaemus nanus*
60. *Physalaemus olfersi*
61. *Physalaemus signiferus*
62. *Zachaenus parvulus*

Mindestens 71 Hyliden sind Faunenelemente des Serra-do-Mar-Zentrums.

Im Serra-do-Mar-Ausbreitungszentrum ist eine Untergliederung in Sekundärzentren deutlich feststellbar (Abb. 4). Drei Sekundärzentren lassen sich voneinander unterscheiden. Das nördlichste liegt zwischen Salvador (= Bahia) und Recife. Seine Lage kann durch die Arealgrenzen von *Bothrops megaera* und *Tinamus solitarius pernambucensis* definiert werden. Wir wollen es im folgenden als Pernambuco-Sekundärzentrum bezeichnen.

Das zweite Sekundärzentrum, das sich im Süden an das Pernambuco-Sekundärzentrum anschließt, liegt in den Regenwaldbiomen von Ilheus. Expansive Faunenelemente dieses im folgenden als Bahia-Sekundärzentrum bezeichneten Raumes kommen nordwärts bis zum Rio Paraguassu vor; flugfähige Arten (u.a. *Cichlocolaptes leucophrys*) dringen, sofern sie auf keine ökologischen Konkurrenten treffen, bis ins Pernam-

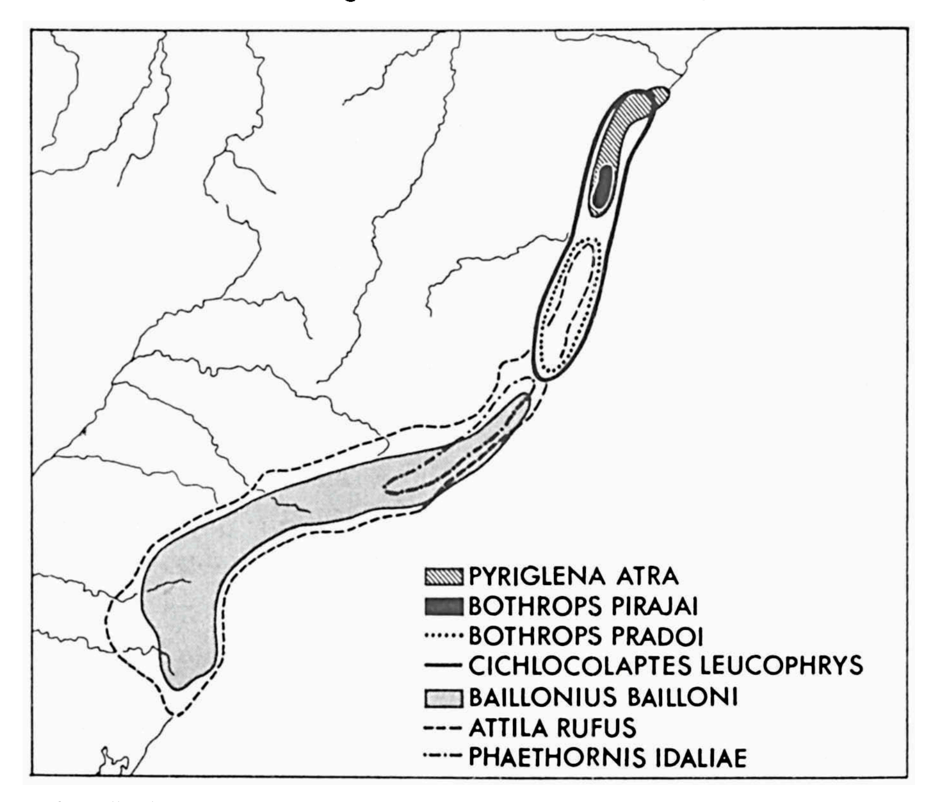


Abb. 4. *Pyriglena atra, Bothrops pirajai, Bothrops pradoi* und *Cichlocolaptes leucophrys* sind Faunenelemente des Bahia-Sekundärzentrums, während *Attila rufus, Phaethornis idaliae* und *Baillonius bailloni* als Faunenelemente des Paulista-Sekundärzentrums angesprochen werden müssen.

buco-Sekundärzentrum (*Attila rufus*). Ihre Südgrenze erreichen die Bahia-Faunenelemente südlich von Victoria (Estado de Espirito Santo; u.a. *Bothrops pradoi*). In einigen Fällen kommen sie auch noch im Gebiet des Pico de Bandeira und am Nordrand der Serra de Orgãos vor.

Das wichtigste der drei Sekundärzentren liegt im Südosten der brasilianischen Küstengebirge (von Florianopolis im Süden bis zum Cabo Frio im Norden) und kann durch die Arealgrenzen des monotypischen Ramphastiden-Genus *Baillonius bailloni* definiert werden. Im folgenden wollen wir dieses Sekundärzentrum als Paulista-Sekundärzentrum bezeichnen. Durch gut lokomotionsfähige Arten stehen die einzelnen Sekundärzentren untereinander wieder in direkter Verbindung.

Die starke orographische Gliederung erhöht zwar den Isolationsgrad der Serra-do-Mar-Populationen und fördert dadurch lokale Subspeziationszentren, doch weder von ihr noch von den rezentklimatischen Gegebenheiten läßt sich eine Erklärung für die Dreigliederung des Serra-do-Mar-Zentrums ableiten.

Betrachtet man die ökologische Valenz der in den einzelnen Sekundärzentren vorkommenden Arten (und Subspezies), dann kann man feststellen, daß drei Faktoren als Verbreitungsbarrieren von Bedeutung sind: 1. die 1400-bis 1500-Meter-Isohypse, 2. waldfreie Landschaften, und 3. Wasserbarrieren.

Im Gebiet von Cabo Frio sind sehr breite Restinga-Gebiete, die als Verbreitungsbarriere südwärts wandernder Bahia- bzw. nordwärts wandernder Paulista-Elemente wirksam sein könnnen. Es zeigt sich aber, daß rezent die den beiden Zentren zuzuordnenden expansiven Elemente weiter landeinwärts die Campo-Barriere am Fuß bewaldeter Gebirge umgehen. Offensichtlich muß dieser Wanderweg aber in der Vergangenheit unterbrochen gewesen sein.

Die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen der Serra-do-Mar-Faunenelemente bestehen zu den Zentren des Amazonas-Gebietes. Bei ökologisch streng an die Regenwaldbiome adaptierten Formen, die in den Amazonas-Zentren und in den Serra-do-Mar-Sekundärzentren vorkommen, fällt eine merkwürdige Arealdisjunktion auf, die korreliert verläuft mit der Ausdehnung des Campo Cerrado. Selbst für flugfähige Arten läßt sich nachweisen, daß die isolierten Populationen rezent nicht mehr miteinander in Genaustausch stehen. Betrachten wir zunächst einmal Artareal-Disjunktionen des entsprechenden Verbreitungstyps bei Vögeln, so fällt auf, daß von den 30 Non-Passeriformes- und 67 Passeriformes-Arten (die eine Serra do Mar — Amazonas-Disjunktion aufweisen) mit Ausnahme von drei Arten (*Nyctibius grandis, Hylocharis sapphirina, Ornithion inerme*; bei den letztgenann-

ten Arten ist das Vorkommen bei Bahia allerdings in neuerer Zeit nicht bestätigt worden), alle in subspezifisch besonders differenzierten Populationen in den genannten Ausbreitungszentren vorkommen.

Einen weitaus geringeren Artenreichtum als das Serra-do-Mar-Zentrum besitzt das Nothofagus-Zentrum. Das Zentrum kann durch die Areale der monotypischen Amphibiengenera *Telmatobufo, Batrachyla, Hylorina, Calyptocephalella* und *Rhinoderma* (Abb. 5) und der monotypischen Vogelgenera *Sylviorthorhynchus, Aphrastura, Pygarrhichas* und *Enicognathus* lagemäßig definiert werden.

Die Faunenelemente dieses Zentrums tragen zu einem wesentlichen Teil zur regional-faunistischen Sonderstellung Chiles bei. Obwohl diese Sonderstellung bereits frühzeitig erkannt wurde, erscheint auch in neuerer Zeit durch die Anwendung der Regionenkonzepts auf Genera- und Familienniveau ein Anschluß des chilenischen Gebietes an das argentinische gerechtfertigt zu sein. Diese Zusammenfassung beider Gebiete zu einer einheitlichen „Patagonischen Subregion" läßt sich aber im Grunde genommen nur als statistischer Ausdruck des Artenreichtums relativ alter Invertebratengruppen (die in vielen Fällen keine Präferenz für einen bestimmten Waldtyp zeigen) verstehen. Bei einem qualitativen Verfahren, wie es die Analyse von Ausbreitungszentren darstellt, fallen diese Gruppen, obwohl ihre zoogeographische Bedeutung für andere Fragestellungen unbestritten ist, nicht so sehr ins Gewicht.

Das bedeutet nicht, daß jede Tiergruppe ihre eigene Zoogeographie besitzt, sondern nur, daß die ökologische Valenz einzelner Arten bestimmter Familien in unterschiedlichen Biotopen (ihrer ökologischen Valenz entsprechenden Biotopen) erworben wurde und daß ihre Verbreitung korreliert zur Entwicklung dieser Gebiete betrachtet werden muß. Für die Fische werden ganz andere Faktoren entscheidend sein als für die Vögel, und wir halten es deshalb für völlig falsch, beide Gruppen „gewaltsam" in einem Regionenkonzept zu vereinen. Phylogenetisch alte Taxa mit relativ langsamer Evolutionsgeschwindigkeit, die u.a. aquatisch oder subterran leben, berechtigen in vielen Fällen, Chile und das patagonische Argentinien zu einem einheitlichen Zentrum zusammenzufassen. Dieser Verbreitungstyp kann korreliert zur tertiären Orogenese der südlichen Anden als Indikator für ein ursprünglich einheitliches chilenisch-argentinisches Faunengebiet, das vor der Hebung der Anden existierte, betrachtet werden. Bei den rezenten terrestrischen Vertebratenarten Süd-Chiles, die entweder an Wald- oder Steppenbiotope adaptiert sind, finden wir jedoch keine solchen Indikatoren mehr.

Bei Invertebraten läßt sich ein altertümlicher Typus nachweisen, dessen Phylogenie wahrscheinlich korreliert verlief mit jener der südpazifischen

Nothofagus-Wälder (Brundin, 1966; Illies, 1969; Müller & Schmithüsen, 1970).

Die Herpetofauna Chiles ist in ihren Grundzügen bekannt. Überraschungen, die das zoogeographische Bild entscheidend verändern, sind nicht mehr zu erwarten.

Bei den Amphibien kommen nur 20 Arten in 9 Genera im chilenischen Gebiet vor (Cei, 1962). Davon sind 13 Spezies und 1 Subspezies als Nothofagus-Faunenelemente anzusprechen. Von den 9 Genera erweisen sich allein 5 als monotypische und endemische Genera des Nothofagus-Zentrums. Trotz des geringen Artenreichtums besitzt damit das Nothofagus-Zentrum den höchsten Prozentsatz endemischer Genera im Vergleich zu den übrigen neotropischen Zentren. Die Herkunft der monotypischen Genera deutet dabei in keinem Fall auf Beziehungen zu Neuseeland. Die artenarme, indigene neuseeländische Amphibienfauna (*Leiopelma archeyi, Leiopelma hochstetteri, Leiopelma hamiltoni*) scheidet auf Grund ihrer völlig isolierten systematischen Stellung aus. Auffallend ist im Nothofagus-Zentrum das Fehlen der Familie Hylidae. Die Dendrobatiden sind eine rein neotropische Gruppe und die *Rhinoderma* nächsten Verwandten kommen in den brasilianischen Regenwaldbiomen vor (Amazonas-Zentrum).

Die im Nothofagus-Zentrum verbreiteten Amphibien weisen einerseits (*Telmatobius, Eupsophus* und *Pleurodema*) direkte Beziehungen zu im nördlichen Südamerika weitverbreiteten Arten (gleiche oder nah verwandte Arten und Gattungen) auf, andererseits besitzen sie einen von rezent neotropischen Gattungen abweichenden Grundstock.

Die präglaziale Fossilgeschichte zeigt, daß im Tertiär Patagoniens nächstverwandte Formen zu den erwähnten Leptodactyliden-Genera bereits vorhanden sind (vgl. Vuilleumier, 1968). Daraus ergibt sich, daß eine junge Einwanderung von Norden nach Süden in die Nothofagus-Region nicht für alle Nothofagus-Faunenelemente gefordert werden kann. Auch die beiden chilenischen *Bufo*-Arten lassen sich nicht einfach als „junge Immigranten" definieren. Es hat sich gezeigt, daß die neotropischen Bufoniden sicherlich nicht so jung sind, wie es Blair (1963) angenommen hat.

Bufo variegatus ist wahrscheinlich schon seit Beginn des Würmglazials auf die Nothofagus-Wälder beschränkt, während *Bufo spinulosus* als junger nördlicher Immigrant aufgefaßt werden kann, der sich möglicherweise von der nearktischen *Bufo valliceps*-Gruppe ableitet. Bei dieser Art, von der bisher vier Rassen bekannt sind, macht sich noch zusätzlich von Norden nach Süden, entsprechend den klimatischen Bedingungen, eine vertikale Arealverschiebung bemerkbar. Während in den peruanischen Anden noch oberhalb 4000 m *Bufo spinulosus* angetroffen wird (Puna-Zentrum), kommt sie im

Süden ihres Areals (*rubropunctatus*) bis fast zum Meeresniveau herab.

Bei den Amphibien läßt sich deutlich aus der rezenten Chorologie, verknüpft mit palaeontologisch-evolutionsgenetischen Befunden, ein zeitlich sehr unterschiedlicher Differenzierungsbeginn der heute so einheitlich verbreiteten Faunenelemente nachweisen, und man kann durch die Fossilgeschichte zeigen, daß die Nothofagus-Wälder das Entstehungszentrum einiger Taxa darstellen. Von den monotypischen Genera der Nothofagus-Wälder wurde *Calyptocephalella* bereits im Oligozän in Patagonien nachgewiesen (*Calyptocephalella canqueli*).

Eine Nachuntersuchung der im Serra-do-Mar-Zentrum vorkommenden „*Eupsophus*-Arten" zeigte, daß diese von den Nothofagus-Populationen generisch zu trennen und wieder unter dem Namen *Thoropa* zu vereinen sind.

Bei den Reptilien des Nothofagus-Zentrums gibt es ebenfalls eine Reihe bemerkenswerter Art-Endemiten (*Cupriguanus valeriae, Cupriguanus torquatus*), ähnlich wie bei den Vögeln (37 Endemiten, darunter 5 monotypische Genera). Da Vögel fossil sehr unzureichend bekannt sind und wegen ihrer Flugfähigkeit bei zoogeographischen Analysen vorsichtiger behandelt werden müssen, kann hier nicht mit der gleichen Sicherheit eine Aussage gemacht werden wie bei den Amphibien. Es dürfte aber sehr wahrscheinlich sein, daß die Phylogenie der Furnariiden-Genera *Sylviorthorhynchus, Aphrastura* und *Pygarrhinchus* immer an die Nothofagus-Wälder gebunden war.

Zwei monotypische Beuteltiergenera der Nothofagus-Wälder, *Rhyncholestes* und *Dromiciops*, lassen sich fossil bis ins Eozän (*Rhyncholestes*) bzw. Oligozän-Miozän (*Dromiciops* und Verwandte) Patagoniens zurückverfolgen. *Pudu pudu, Akodon sanborni* und *Irenomys* (= monotypisches Rodentiagenus) sind auf das Nothofagus-Zentrum beschränkt. Die auffallenden Differenzierungen der Nothofagus-Faunenelemente sprechen für eine lange Isolation dieses Arborealzentrums von den übrigen neotropischen Waldzentren. Die Lage des Nothofagus-Zentrums und die Differenzierung seiner Faunenelemente sind jedoch Indikatoren dafür, daß das Gebiet des valdivianischen Regenwaldes auch im Würmglazial ein funktionsfähiges Refugium war. Daß die klimatischen Bedingungen während dieser Zeit im Nothofagus-Zentrum eine schärfere Alleltypenselektion und -extinktion bewirkten als im Serra-do-Mar-, Madeira- oder Amazonaszentrum, läßt sich aus der Artenarmut dieses Gebietes verstehen.

Diese beiden Beispiele (Serra-do-Mar- und Nothofagus-Ausbreitungszentrum) sollen genügen, um die evolutive Bedeutung der Ausbreitungszentren zu unterstreichen. Um Mißverständnisse bei der Interpretation zu vermeiden, erscheint es notwendig darauf hinzuweisen, daß Ausbreitungs-

zentren Erhaltungsgebiete der Biota während regressiver Phasen darstellen. Sie können in viele Kleinstrefugien (entsprechend der ökologischen Valenz der untersuchten Taxa und deren Neigung zu „microgeographical isolation") mit hoher evolutiver Bedeutung untergliedert werden.

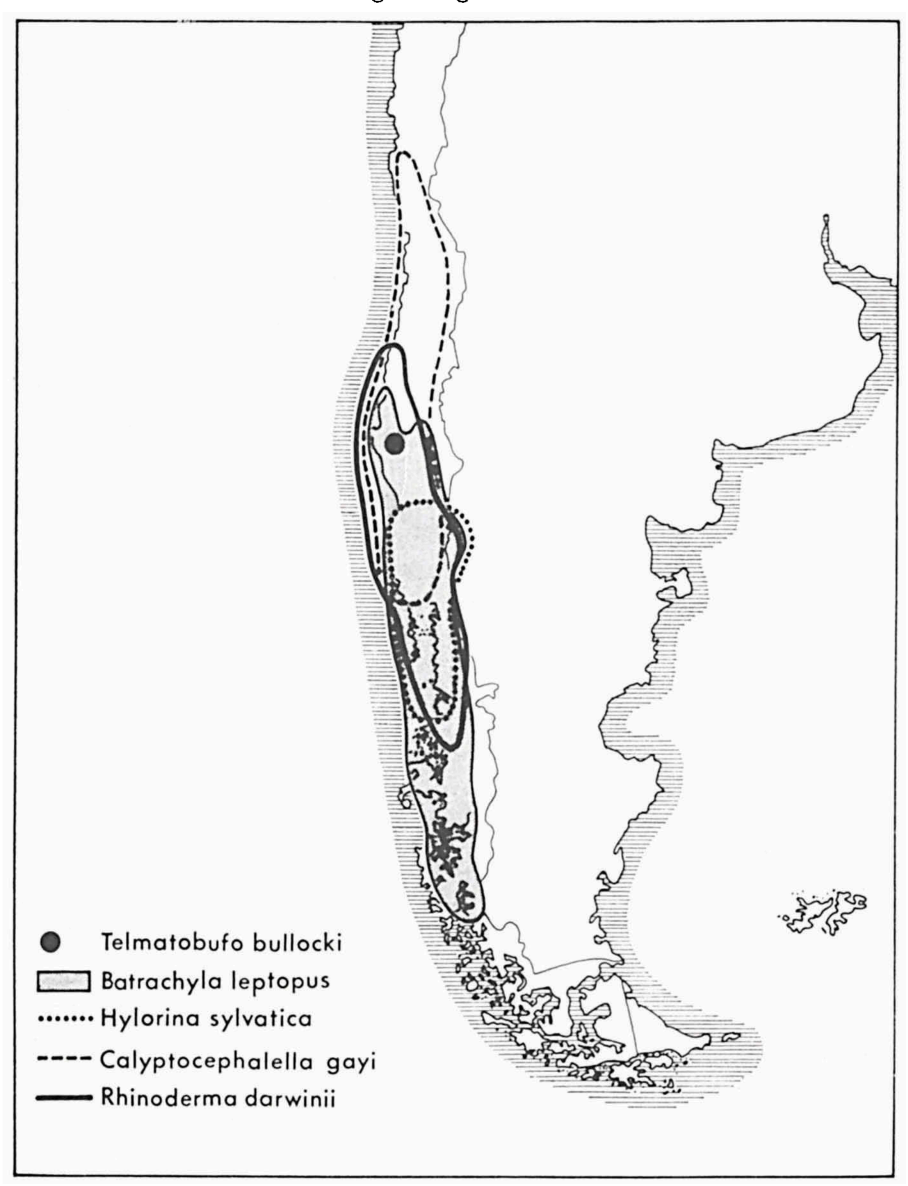


Abb. 5. Areale von 5 Faunenelementen (monotypische Amphibiengenera) des Nothofagus-Zentrums.

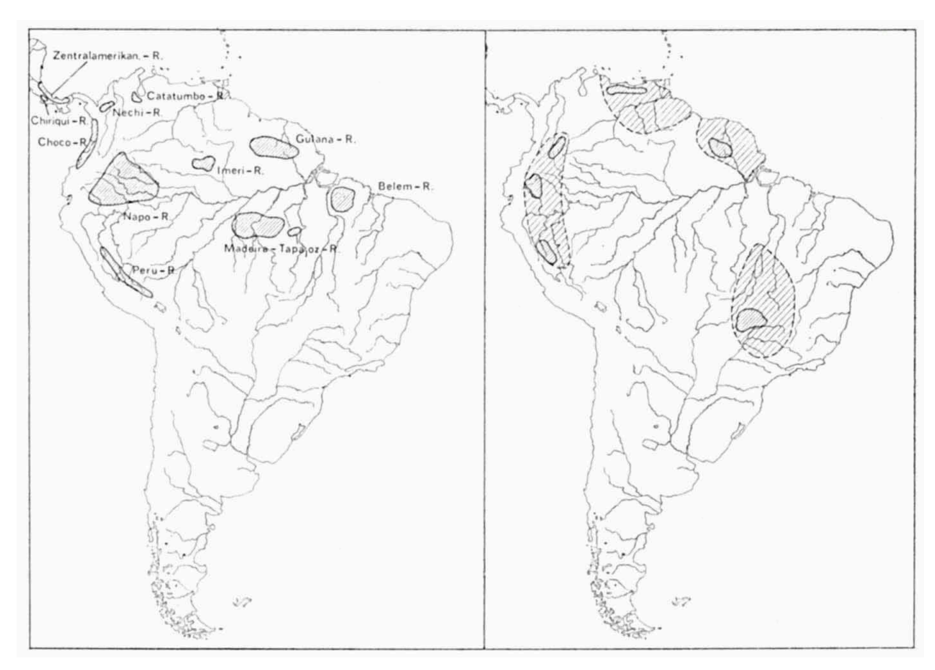


Abb. 6. Lage der von Haffer (1969) für amazonische Regenwaldvögel (links) und Vanzolini & Williams (1970) für die *Anolis chrysolepis*-Gruppe (rechts) analysierten Refugien.

Haffer (1967a, 1967b, 1969) analysierte für eine Anzahl amazonischer Vogelarten die Refugien (Abb. 6), und Vanzolini & Williams (1970) zeigten, daß sich die Speziation der *Anolis chrysolepis*-Gruppe auf sechs Refugien zurückverfolgen läßt. Wesentlich ist dabei jedoch, daß die analysierten Räume entweder koinzident mit den Ausbreitungszentren sind oder innerhalb derselben liegen. Die Erklärung hierfür ist in der Methode zur Analyse der Ausbreitungszentren zu suchen.

Der erste methodische Schritt ist ein rein chorologisches Verfahren. Dabei werden Kleinstareale von Arten auf eine Karte der Region projeziert (Abb. 5, 7, 8; näheres bei De Lattin, 1957 und Müller, 1971, 1972). Es zeigt sich, daß die Areale nicht willkürlich über das Gebiet verteilt sind, sondern sich in bestimmten Arealkernen (Reinig, 1937, 1950) häufen. Ob diese Ausbreitungszentren sind, läßt sich nur durch polytypische und polyzentrische Arten und deren Phylogenie klären (Abb. 9; vgl. hierzu auch die Areale von *Crotalus durissus* und *Lachesis mutus*). Zeigt es sich bei der Projektion von Großarealen einer polytypischen Art auf eine Karte der Region, daß ihre Subspezies monozentrisch für ein Artarealzentrum (das zuvor chorologisch ermittelt wurde) sind, so liegt die Vermutung nahe,

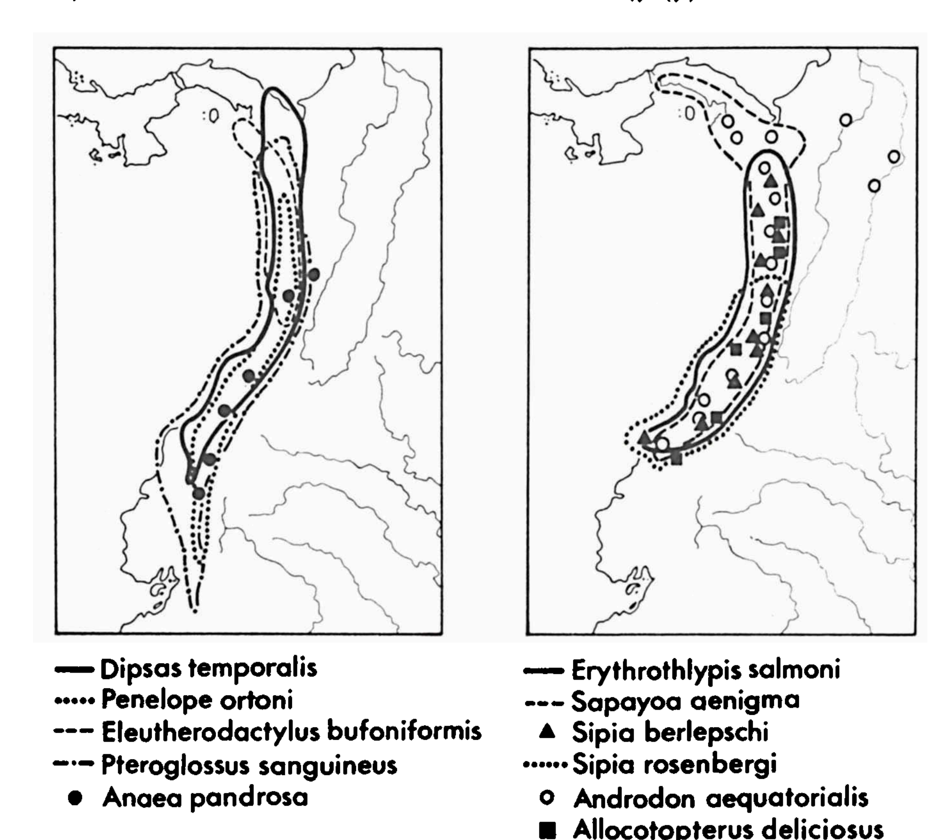


Abb. 7. Areale von 11 Faunenelementen des Kolumbianisch-Pazifischen Ausbreitungszentrums.

daß der betreffende Raum ein Ausbreitungszentrum ist (Gleiches gilt auch für Semispezies eines Superspezieskomplexes). Voraussetzung ist jedoch, daß die subspezifische Differenzierung das Ergebnis einer vorausgegangenen Isolationsphase darstellt. Um das nachweisen zu können, sind in vielen Fällen Populationsuntersuchungen in der Kontaktzone einzelner Subspezies unumgänglich.

Die Dynamik der bisher für die tropischen Waldgebiete analysierten Bastardierungsgürtel ist noch weitgehend unbekannt. Ihre Lage verläuft allerdings teilweise korreliert zu „Savannenstraßen", die auf Grund der Verbreitung und Differenzierung zahlreicher Campoinselpopulationen innerhalb der amazonischen Hyläa gefordert werden müssen (Haffer, 1969; Müller, 1969, 1971, 1972).

Den in Abb. 3 analysierten neotropischen Ausbreitungszentren liegen

PÁRAMOS
▲ CISTOTHORUS MERIDAE
● HEMISPINGUS VERTICALIS
△ PHENACOSAURUS RICHTERI

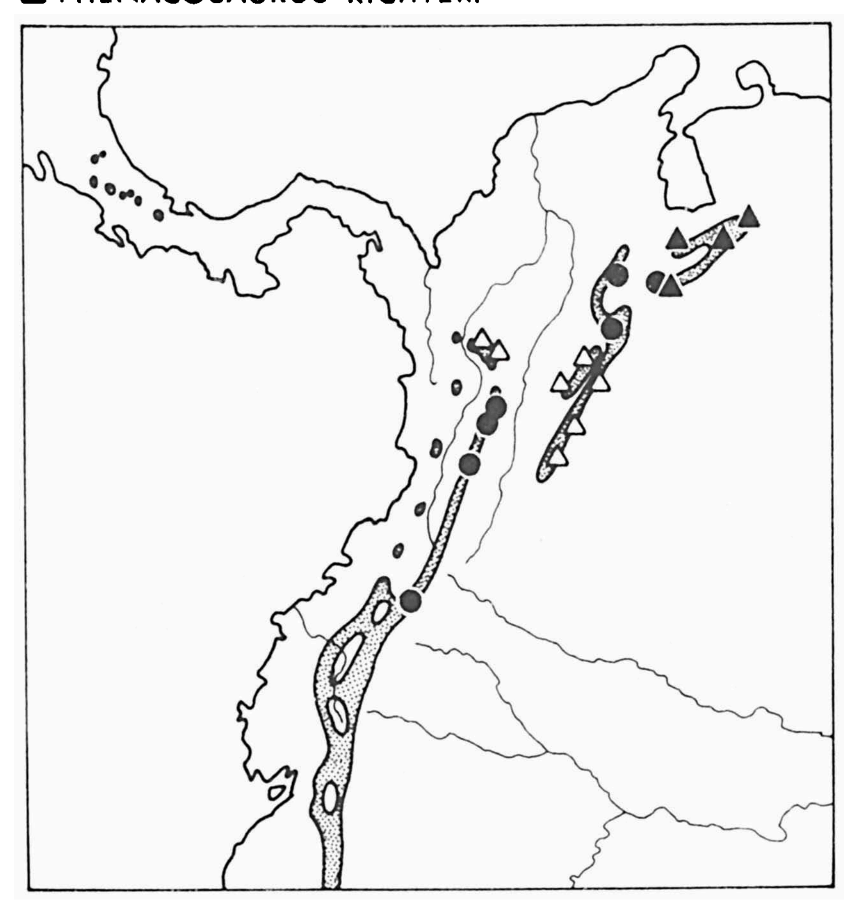


Abb. 8. Areale von drei Faunenelementen des Nordandinen Zentrums in Abhängigkeit von der Lage der kolumbianischen Paramos.

4817 Vertebratenareale zugrunde. Viele dieser Areale sind noch nicht lückenlos erfaßt. Das gilt sicherlich für die Reptilien und Amphibien, von denen jährlich sogar noch neue Arten aus der Neotropis beschrieben werden. Die Tatsache, daß die neubeschriebenen Arten und Rassen sowie Revisionen ganzer systematischer Einheiten bisher keine Widersprüche zu dem Konzept entstehen ließen, ermutigen uns, hier weiter zu arbeiten.

Die Lage der Ausbreitungszentren wurde entscheidend durch quartäre Klimaschwankungen, andine Orogenese und Vegetationsfluktuationen beeinflußt. "An alternation of dry and pluvial periods during the Pleistocene, together with continued if not accelered mountain building in South America, south-east Asia and New Guinea, resulted in the steady production of numerous geographical isolates some of which completed the speciation process" (Mayr, 1969: vgl. auch Spassky et al., 1971).

Eine im tropischen Süd- und Zentralamerika wirksame Expansionsphase

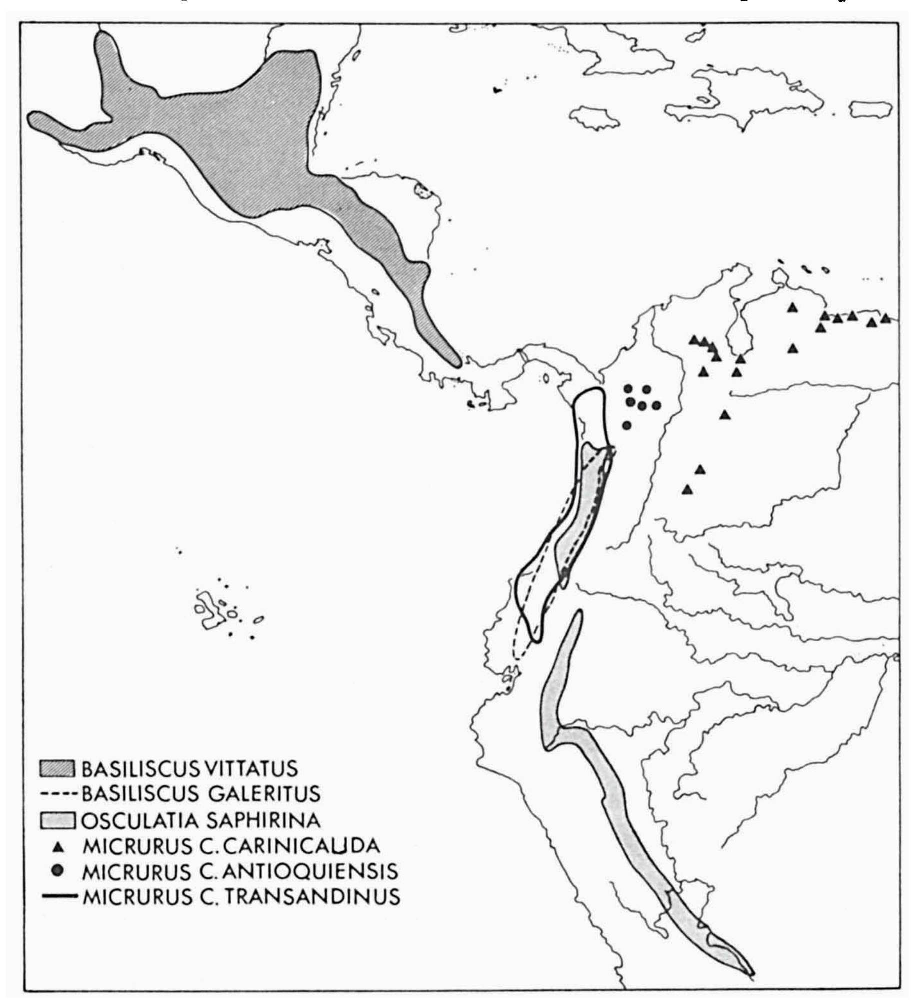


Abb. 9. Verwandschaftliche Beziehungen der Choco-Faunenelemente *Basiliscus galeritus, Osculatia saphirina und Micrurus carinicauda transandinus*. Die zu *Basiliscus galeritus* nächstverwandte Art ist *Basiliscus vittatus*, ein Faunenelement des Zentralamerikanischen Regenwaldzentrums. *Micrurus carinicauda antioquiensis* ist ein Nechi-Faunenelement.

der „offenen Landschaften" führte 6000 bis 2400 v. Chr. zu einer verstärkten Isolation der Regenwälder und der an sie adaptierten Faunen. Campo- und Savannenarten dringen während dieser Zeit nach Amazonien ein. Während vorausgegangener Ariditätsphasen dürfte ein analoger Mechanismus funktionsfähig gewesen sein.

Anfang und Ende der postglazialen Ariditätsphase werden durch Pluvialphasen mit Regenwaldexpansionen gekennzeichnet. Seit der Jüngeren Dryaszeit setzt durch vertikale Verschiebung der Vegetationsformationen eine verstärkte Isolation der Montanwald- und Oreal-Faunen ein, die im Würm basimontane Biotope belebten. Ähnlich wie in Afrika (vgl. Moreau, 1966) ist ein Großteil der Subspeziation der Montanwaldfaunen auf diese etwa 8000 v. Chr. einsetzende Montanwaldisolationsphase zurückführbar. Da die Ausbreitungszentren Differenzierungszentren sind und ihre Lage durch quartäre Biochorenverschiebungen und Klimaschwankungen beeinflußt wurde, stützen sie die Auffassung, daß sich die meisten Arten der neotropischen Waldfauna in „Waldrefugien" während arider Phasen, die meisten Arten der Savannenfauna in „non-forest-Refugien" während Waldexpansionsphasen entwickelten. Die Existenz isolierter Waldpopulationen im Campo Cerrado oder den Savannen der Guayanas (vgl. u.a. Hoogmoed, 1969) stützt diese Auffassung.

Der Artenreichtum steht in direkter Korrelation zur Zahl der neotropischen Ausbreitungszentren.

Die in den trockenen, feuchten, kühlen und warmen Phasen des Pleistozän alternierend ablaufenden Biochorenverschiebungen schufen Isolate, in denen der genetische Umbau für den rezenten Artenreichtum und die Artenzusammensetzung der neotropischen Regenwälder geschaffen wurde. Die Vermutung, daß diese Dynamik nicht auf das Pleistozän beschränkt gewesen sein muß, liegt nahe. Aber erst über die Erhellung der jüngsten Vergangenheit werfen wir auch Licht auf die ältere. Wesentlich erscheint jedoch, daß dieser Artenreichtum sich nur deshalb erhalten konnte, weil die Heterogenität der tropischen Wälder den notwendigen Lebensraum für viele Arten schuf. Darüber hinaus zeigt sich, daß die Kaltzeiten des Pleistozän in der zentralen Neotropis im Gegensatz zu Afrika, Europa oder dem patagonischen Südamerika (vgl. Nothofagus-Zentrum) keine wesentliche Erhöhung der Extinktionsrate der Biota zur Folge hatten.

Literatur

Ambrosetti, P., 1967. Cromerian fauna of the Rome area. — Quaternaria, 9: 267-284.

Azzoroli, A. & P. Ambrosetti, 1970. Late Villafranchian and Early Mid-Pleistocene Faunas in Italy. — Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., 8: 107-111.

Azzoroli, A. & A. Berzi, 1970. On an Upper Villafranchian fauna at Imola, northern Italy, and its correlation with the marine sequence of the Po Plain. — Palaeontograph. Italica.

Blair, W. F., 1963. Evolutionary relationships of North American toads of the Genus Bufo. — Evolution, 17: 1-16.

Brieger, F. G., 1969. Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 197-217.

Brundin, L., 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Fjärde Serien, 11.

Cei, J. M., 1962. Batrachios de Chile. — Ed. Univers. de Chile, Santiago de Chile.

Crombie, A. C., 1946. Further experiments on insect competition. — Proc. Roy. Soc. London, (B) 133: 76-109.

Darwin, Ch. & A. R. Wallace, 1958. Evolution by Natural Selection. — Cambridge.

Dobshansky, T., 1959. Evolution in the Tropics. — Scient. Amer., 38.

Eisentraut, M., 1968. Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. Zool. Beitr., 19: 170-175.

——, 1970. Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau, 3: 70-75.

Fedorov, A., 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. — Journ. Ecol., 54: 1-11.

Gentilli, J., 1949. Foundations of Australian bird geography. — Emu, 49: 85-129.

Haffer, J., 1967a. Zoogeographical notes on the "Nonforest" Lowland Bird Faunas of Northwestern South America. — El Hornero, 10: 315-333.

——, 1967b. Speciation in Colombian Forest Birds West of the Andes. — Amer. Mus. Nov., 2294: 1-57.

——, 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. — Science, 165: 131-137.

——, 1970. Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. — Journ. Ornith., 111 (3/4): 285-331.

Hennig, W., 1957. Systematik und Phylogenese. — Ber. Hundertjahrf. Dtsch. Ent. Ges., Berlin.

Hoogmoed, M. S., 1969. Notes on the herpetofauna of Surinam III. A new species of Dendrobates (Amphibia, Salientia, Dendrobatidae) from Surinam. — Zool. Med., Leiden, 44 (9): 133-141.

Hutchinson, G. E., 1965. The ecological theater and the evolutionary play. — Yale Univ. Press., New Haven.

Illies, J., 1969. Revision der Plecopterenfamilie Austroperlidae. — Entomol. Tidskrift, 90 (1-2): 19-51.

Keast, A., 1959. Vertebrate speciation in Australia: some comparisons between birds, marsupials and reptiles. — Symp. Royal Soc. Victoria, Melbourne Univ. Press.

——, 1961. Bird speciation on the australian continent. — Bull. Mus. Comp. Zool., 123 (8): 307-495.

——, 1968. Evolution of mammals on Southern continents. IV. Australian mammals: Zoogeography and Evolution. — Quart. Rev. of Biol., 43 (4): 373-408.

Kikkawa, J. & K. Pearse, 1969. Geographical distribution of Land Birds in Australia — A numerical Analysis. — Aust. Journ. Zool., 17: 821-840.

Kluge, A. G., 1967. Gekkonid Lizard Genus Diplodactylus. Aust. Journ. Zool., 15: 1007-1108.

LATTIN, G. DE, 1957. Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg.
LEE, A. K., 1967. Studies in australian Amphibia. II. Taxonomy, Ecology and Evolution of the Genus Heleioporus Gray (Anura Leptodactylidae). — Aust. Journ. Zool., 15: 367-439.
LITTLEJOHN, M. J., 1961. Age and origin of some south-western Australian species of Crinia (Anura: Leptodactylidae). — Vertebrate Speciation, Texas Univ. Press.
LONA, F., 1957-1962. I depositi lacustri Euganei: Archivo paleontologico del tardo glaciale e del periodo postglaciale. — Mem. Biogeograf. Adriatica, 5: 3-11.
LOWE-MCCONNELL, R. H., 1969. Speciation in tropical freshwater fishes. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 51-75.
LUNDELIUS, E. L., 1963. Vertebrate remains from the Nullarbor caves, Western Australia. — Journ. Proc. R. Soc. West. Aust., 46: 75-80.
LUTZ, B., 1952. New frogs from Itatiaia Mountain, Brazil. — Copeia, 1962 (1): 27-28.
LYNCH, J. D., 1968. The status of the Nominal Genera Basanitia and Phrynanodus from Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). — Copeia, 1968 (4): 875-876.
MACARTHUR, R. H., 1969. Patterns of communities in the tropics. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 19-30.
MACARTHUR, R. H. & J. H. CONNELL, 1970. Biologie der Populationen. — BLV-Verlag, München, Basel, Wien.
MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967. The theory of island biogeography. — Princeton Univ. Press: 1-203.
MACKERRAS, J. M., 1962. Speciation in Australian Tabanidae. The Evolution of Living Organisms. — Melbourne Univ. Press.
MAIN, A. R., 1968. Ecology, systematics and evolution of Australian frogs. — Adv. Ecol. Res., 5: 37-86.
MAYER DE SCHAUENSEE, R., 1966. The species of Birds of South America and their distribution. — Livingston Publish. Comp. Narberth, Pennsylvania.
MAYR, E., 1969. Bird speciation in the tropics. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 1-17.
MESSERLI, B., 1967. Die eiszeitliche und die gegenwärtige Vergletscherung im Mittelmeerraum. — Geogr. Helvetica: 105-228.
MOREAU, R. E., 1966. The Bird Faunas of Africa and its Islands. — London und New York.
——, 1969. Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. — Journ. Zool., 158: 39-61.
MOYNIHAN, M., 1962. The organisation and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. — Smith. Misc. Coll., 143: 1-140.
MÜLLER, P., 1968. Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien). — Verl. Saarb. Zeit., Saarbrücken.
——, 1969. Vertebratenfaunen brasilianischer Inseln als Indikatoren für glaziale und postglaziale Vegetationsfluktuationen. — Abhdl. Dtsch. Zool. Ges. Würzburg.
——, 1971. Ausbreitungszentren und Evolution in der Neotropis — Mitt. Biogeogr. Abt. Geogr. Inst. Univers. Saarl., 1: 1-20.
——, 1972. Centres of Dispersal and Evolution in the Neotropical Region. — Studies on the Neotropical Fauna.
——, 1972. Die Bedeutung der Ausbreitungszentren für die Evolution neotropischer Vertebraten. — Zool. Anz. (im Druck).
MÜLLER, P. & J. SCHMITHÜSEN, 1970. Probleme der Genese südamerikanischer Biota. — Festschr. Gentz, Verl. J. F. Hirt, Kiel.
PETERS, J. A. & B. OREJAS-MIRANDA, 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. — U.S. Nat. Mus. Bull., 297: 1-347.
PETERS, J. A. & R. DONOSO-BARROS, 1970. Catalogue of Neotropical Squamata: Part II. Lizards and Amphisbaenians. — U.S. Nat. Mus. Bull., 297: 1-293.

PETERSON, R., G. MOUNTFORT & P. A. D. HOLLOM, 1954. Die Vögel Europas. — Verl. P. Parey, Hamburg, Berlin.

PRIESNER, E., 1970. Über die Spezifität der Lepidopteren-Sexuallockstoffe und ihre Rolle bei der Artbildung. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 64: 337-344.

REINIG, W. F., 1937. Die Holarktis. — Verl. G. Fischer, Jena.

——, 1950. Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. — Syllegomena biologica. Festschr. O. Kleinschmitt: 346-378. Leipzig.

RICHARDS, P. W., 1957. The Tropical Rain Forest. An Ecological Study. — Cambridge Univ. Press.

——, 1969. Speciation in the tropical Rain Forest and the concept of the niche. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 149-153.

SCHNEIDER, B., 1972. Das Tyrrhenisproblem. Interpretation auf zoogeographischer Grundlage. Dargestellt an Amphibien und Reptilien. — Inaugural Dissertation, Saarbrücken.

SPASSKY, B., R. C. RICHMOND, S. PEREZ-SALAS, O. PAVLOVSKY, C. A. MOURAO, A. S. HUNTER, H. HOENIGSBERG, TH. DOBZHANSKY & F. J. AYALA, 1971. Geography and the sibling species related to Drosophila willistoni, and of the semi-species of the Drosophila paulistorum complex. — Evolution, 25: 129-143.

VAN STEENIS, C. G., 1969. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution. — Biol. Journ. Linn. Soc., 1: 97-133.

VANZOLINI, P. E., 1963. Problemas faunisticos do Cerrado. — Simp. sôbre o Cerrado Univ. São Paulo.

——, 1970. Zoologica sistematica geografia e a origem das espécies. — Univers. São Paulo, 3: 1-56.

VANZOLINI, P. E. & E. E. WILLIAMS, 1970. South American Anoles: The Geographic differentiation and Evolution of the Anolis chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae). — Arq. Zool., 19: 1-298.

VUILLEUMIER, F., 1968. Origin of Frogs of Patagonian Forests. — Nature, 219 (5149): 87-89.

WILSON, E. O. & D. S. SIMBERLOFF, 1969. Experimental zoogeography of Islands: defaunation and monitoring techniques. — Ecology, 50: 267-278.